

УДК 576.895.121.21

ФОРМИРОВАНИЕ МИКРОТРИХИЙ У КАРИОФИЛЛИДНЫХ ЦЕСТОД

© Л. Г. Поддубная

Прослежено формирование микротрихий у взрослых кариофиллидных цестод. Выявлено три способа образования микротрихий: в небольших выростах апикальных участков наружной цитоплазмы, в толще наружной цитоплазмы и непосредственно под плазматической мембраной в горизонтальном положении. Обсуждается вопрос причастности электронноплотных телец и везикул к формированию микротрихий.

Одним из примеров адаптации ленточных червей к паразитическому образу жизни является морфофункциональная организация их покровов (тегумента). Поверхность тегумента несет микротрихии – специфичные для ленточных червей структуры. Предполагается, что микротрихии возникли у ленточных червей в связи с паразитированием в кишечнике позвоночных. Наряду с основной – абсорбционно-трофической – они выполняют механическую (прикрепительную) функцию (Read, 1955; Rothman, 1963; Graeber, Storch, 1979; Threadgold, 1984; Куперман, 1988, и др.). В онтогенезе псевдофиллидных цестод становление покровов с характерными для них микротрихиями происходит на фазе процеркоида, развивающегося в полости тела беспозвоночных животных (Bråten, 1968; Grammelvedt, 1973; Lumsden e. a., 1974; Куперман, 1978, 1988, и др.).

Имеются данные о возникновении микротрихий у процеркоидов кариофиллидных цестод (Поддубная, 1995), а также результаты наблюдений за развитием микротрихий лишь у взрослых *Caryophyllaeus laticeps* (Richards, Arme, 1981).

Целью настоящей работы является описание разных способов закладки микротрихий у четырех видов кариофиллидных цестод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили 4 вида кариофиллидных цестод: *Caryophyllaeus laticeps*, *Khawia sinensis*, *K. armeniaca*, *Archigetes sieboldi*, *C. laticeps* извлекали не из кишечника леща (*Abramis brama*), Рыбинское водохранилище; *K. armeniaca* – из араксинской храмули (*Varicorhinus capoeta sewangi*), оз. Севан; *K. sinensis* – из карпов (*Cyprinus carpio*), прудовые хозяйства Ярославской обл.; половозрелых *A. sieboldi* – из полости тела олигохет (*Limnodrilus udekemianus*), р. Латка, Ярославская обл.

Для электронно-микроскопического исследования объекты фиксировали в 2,5 %-ном глютаральдегиде и 1 %-ном OsO₄ на фосфатном буфере (pH 7.2), дегидратировали и заключали в аралдит. Срезы контрастировали 4 %-ным водным

раствором уранилацетата и цитратом свинца по Рейнольдсу и просматривали на электронном микроскопе JEM-100 C.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение ультраструктуры поверхности тела кариофиллидных цестод, паразитирующих в рыбах, выявило несколько способов формирования микротрихий, закладка которых происходит в слое дистальной цитоплазмы.

Первый способ формирования микротрихий. На поверхности тела взрослых *K. artemiaca* в участках, расположенных непосредственно за сколексом, можно наблюдать небольшие выросты наружной цитоплазмы (рис. 1, 1–3, см. вкл.). Высота выростов сопоставима с высотой базальных отделов близлежащих микротрихий. Непосредственно под выростами в слое дистальной цитоплазмы отмечается сосредоточение электронноплотных телец (рис. 1, 1, 2). Иногда удается наблюдать их появление и в толще последних. Одновременно в выростах формируются цилиндрические структуры диаметром 0.12 ± 0.006 мкм, окаймленные электронноплотным материалом (рис. 1, 3–6). Данные структуры соответствуют внутреннему цилиндру, присутствующему в проксимальных отделах сформированных микротрихий. Электронноплотные тельца скапливаются на концах таких структур, обращенных к вершине выроста (рис. 1, 3–6). За их счет в дальнейшем образуется основа дистального отдела микротрихии. Обычно в одном выросте закладывается несколько таких комплексов (рис. 1, 2–6). Окончательное обособление микротрихий происходит за счет глубоких инвагинаций поверхностной мембраны, которые в виде узких щелевидных складок появляются на вершине выроста и, постепенно вдаваясь между комплексами, достигают его основания.

Второй способ формирования микротрихий. В средних и задних отделах тела всех исследованных кариофиллидных цестод закладка микротрихий осуществляется непосредственно в толще наружного цитоплазматического слоя. При этом в последнем можно наблюдать цилиндрические образования диаметром 0.117 ± 0.003 мкм, латеральные края которых зачернены (рис. 2, 7–12, см. вкл.). Часть этих образований лежит в толще наружной цитоплазмы беспорядочно (рис. 2, 7, 8), большинство ориентировано перпендикулярно к поверхностной мембране (рис. 2, 9, 10, 12). Электронноплотные тела локализованы по соседству с этими структурами. В тех случаях, когда цилиндрические образования располагаются перпендикулярно к поверхностной мембране, конденсация электронноплотного материала осуществляется на их концах, обращенных к поверхности (рис. 2, 8–12). Закладка дистальных отделов микротрихий происходит как в вертикальном положении (рис. 2, 9, 10, 12), так и в горизонтальном, параллельно плазматической мембране (рис. 2, 8, 11). Цилиндрическая часть формирующихся микротрихий погружена в наружную цитоплазму примерно на $1/3$ ее толщины (рис. 2, 8–11). Одновременно выявляется разная степень погружения проксимальной части (рис. 2, 8–11), что свидетельствует о постепенном „выходе” микротрихий из толщи цитоплазматической пластинки.

Третий способ формирования микротрихий. На поверхности тела кариофиллидных цестод выявляются участки, лишенные микротрихий (рис. 3, 13, 14, см. вкл.). При этом непосредственно под наружной плазматической мембраной наблюдается либо линейная локализация электронноплотного материала, повторяющего контур мембраны (рис. 3, 15, 16), либо локализация овальной формы телец, ограниченных электронноплотным материалом (рис. 3, 14). Тельца, $0.115 \pm 0.006 \times 0.068 \pm 0.023$ мкм, сгруппированы по 2–3. В дальнейшем, вероятно, происходит слияние этих телец, дающих начало проксимальному отделу микротрихий.

Статистические характеристики морфологических параметров микротрихий
трех видов кариофиллидных цестод

Statistic characteristics of morphological parameters of micritriches
in three species of caryophylloid cestodes

Параметры	<i>C. laticeps</i>		<i>K. armeniaca</i>		<i>A. sieboldi</i>	
	сколекс	сред. отдел	сколекс	сред. отдел	сколекс	сред. отдел
$L_b \pm S_{lb}$	0.22 ± 0.02	0.58 ± 0.01	0.56 ± 0.03	0.82 ± 0.01	0.26 ± 0.01	0.76 ± 0.03
$L_s \pm S_{ls}$	1.08 ± 0.04	0.29 ± 0.05	1.11 ± 0.05	0.63 ± 0.02	0.65 ± 0.07	0.38 ± 0.01
$D_b \pm S_{db}$	0.16 ± 0.01	0.11 ± 0.04	0.17 ± 0.01	0.13 ± 0.03	0.19 ± 0.01	0.11 ± 0.01

Примечание. L_b мкм — средняя высота базальной части микротрихий, L_s мкм — средняя высота апикальной части микротрихий, D_b мкм — среднее значение диаметра микротрихий; S_{lb} , S_{ls} , S_{db} — среднее значение ошибки репрезентативности.

На одном из полюсов такого проксимального отдела происходит накопление электронноплотного материала, за счет которого формируется дистальный отдел микротрихии (рис. 3, 16–18). Сформированные таким способом микротрихии отделяются от наружной мембраны за счет выпячивания поверхностной мембраны (рис. 3, 17, 19). Постепенно происходит „поднятие” микротрихий из горизонтального положения в вертикальное.

Вышеперечисленные способы формирования характерны как для трубчатого, так и конусовидного типов микротрихий. Морфофункциональная дифференциация последних обнаруживается уже на стадии процеркоида. У личинок гвоздичников изначально имеются микроворсинки двух разных линейных размеров, причем короткие микроворсинки трансформируются в конусовидные микротрихии, а более длинные — в трубчатые (Поддубная, 1995). Морфометрические параметры двух типов микротрихий по соотношению их базальных и апикальных частей у трех видов кариофиллидных цестод приведены в таблице.

Базальная часть микротрихий имеет цилиндрическую форму. Ее матрикс не содержит цитоплазматических включений, кроме микрофиламентов и микротрубочек (рис. 4, 20, 21 см. вкл.). На небольшом удалении от плазматической мембраны наблюдается скопление электронноплотного материала, окружающего внутренний цилиндр микротрихий в виде кольца (рис. 4, 20–22). У конусовидных микротрихий отмечается наибольшее отложение этого материала со стороны, противоположной наклону микротрихии (рис. 4, 20). Плотный материал, сконцентрированный по периферии внутреннего цилиндра микротрихий, переходит в их дистальные отделы. Проксимальная и апикальная части микротрихий разделены многослойной пластинкой. В средней и задней частях тела исследованных кариофиллид обнаружены трубчатые микротрихии с удлинённой базальной частью и короткой апикальной. Внутренний цилиндр базальных частей трубчатых микротрихий имеет зачерненные границы (рис. 4, 21).

Наружная цитоплазма на всем протяжении тела червей равномерно заполнена электронноплотными тельцами (рис. 4, 23, 24). Вблизи наружной мембраны тельца расположены перпендикулярно к ее поверхности. Наряду с электронноплотными тельцами в наружной цитоплазме имеются многочисленные везикулы размером $0.13 \pm 0.006 \times 0.09 \pm 0.004$ мкм (рис. 4, 23). В проксимальных частях поверхностного симпласта локализованы митохондрии. Все органеллы поступают в наружную

цитоплазму по многочисленным отросткам из тегументальных клеток полигональной формы диаметром около 20 мкм. В клетках имеется обильное количество цистерн гранулярной эндоплазматической сети, диктиосомы комплекса Гольджи, при участии которых осуществляется синтез электронноплотных телец и везикул (рис. 4, 25).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показывают наши данные, у взрослых кариофиллидных цестод микротрихии формируются в слое наружной цитоплазмы, причем этот процесс представлен несколькими различными модификациями: в небольших выростах апикальных участков наружной цитоплазмы, в толще наружной цитоплазмы и непосредственно под плазматической мембраной в горизонтальном положении.

Формирование микротрихий в небольших выростах отмечается впервые для ленточных червей, а развитие микротрихий в толще дистальной цитоплазмы описано ранее для половозрелых *C. laticeps* (Richards, Arme, 1981). При этом авторы отмечают закладку дистальных отделов микротрихий только в горизонтальном положении – параллельно плазматической мембране. Нами показано, что при данном способе формирования дистальных отделов осуществляется как в вертикальном, так и горизонтальном положениях.

Образование микротрихий непосредственно под наружной плазматической мембраной описано у псевдофиллидных процеркоидов *Triaenophorus nodulosus* (Тимофеев, Куперман, 1972). Этим способом происходит закладка конусовидных микротрихий в переднем отделе тела личинок (Куперман, 1988). У взрослых гвоздичников формирование микротрихий в апикальной зоне под мембраной может осуществляться на всем протяжении их тела, но только в участках, где отсутствовали микротрихии. Такие участки могут появляться в результате воздействия на покровы паразитов лейкоцитарных элементов хозяев при воспалительной реакции, связанной с прикреплением цестод к стенке кишечника.

Формирование микротрихий должно сопровождаться продуцированием дополнительной плазматической мембраны. Последняя пополняется, вероятно, за счет электронноплотных телец и везикул, образующихся в перинуклеарной зоне цитоплазматических клеток и концентрирующихся в наружном цитоплазматическом слое. Многие авторы отмечают причастность этих структур к процессу образования микротрихий (Bråten, 1968; Smyth, 1972; Grammelvedt, 1973; Lumsden e. a., 1974; Hayunga, Mackiewicz, 1975; Richards, Arme, 1981, 1982, и др.).

Ультратонкое строение электронноплотных телец изучено на примере *C. laticeps* (Richards, Arme, 1982). По изображению телец на срезах авторы подразделяют их на N-, B и T-типы. Архитектоника всех телец одинакова. Тельца ограничены мембраной, имеют яйцевидную форму с правильной внутренней структурой. В продольном сечении тельца полосчатые, с шириной полосок 2.5 nm, в поперечном – состоят из отдельных шестиугольных субъединиц с центральным электронноплотным стержнем.

Существует мнение, что конусовидная часть микротрихий образуется путем конденсации матрикса электронноплотных телец, тонкая структура которых сходна с таковой формирующихся микротрихий (Lumsden e. a., 1974; Richards, Arme, 1982; Yazaki e. a., 1990, и др.). Согласно исследованиям ряда авторов дистальная часть микротрихий включает в себе многочисленные трубчатые структуры 95–100 Å в диаметре (Hayunga, Mackiewicz, 1975; Richards, Arme, 1982), объединенные в единый комплекс тонкими плотными тяжами (Smyth, 1972; Hockley, 1972). Аналогичные структуры выявлены и в электронноплотном слое, локализованном на

небольшом удалении от плазматической мембраны основания микротрихий („плотная трубка” по: Tompson e. a., 1980).

Можно предположить, что электронноплотный материал в виде содержимого электронноплотных телец поступает по периферии внутреннего цилиндра основания микротрихий в их апикальные части. Тожественным путем происходит и формирование микротрихий на основе микроворсинок у процеркоидов кариофиллидных цестод (Поддубная, 1995).

Список литературы

- Куперман Б. И. Онтогенез и эволюция покровов цестод // ДАН СССР. 1978. Т. 242, № 1. С. 245–248.
- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод: Онтогенетический и эволюционный аспекты. Л.: Наука, 1988. 167 с.
- Поддубная Л. Г. Особенности генезиса покровов процеркоидов кариофиллидных цестод // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 1. С. 13–18.
- Тимофеев В. А., Куперман Б. И. Возникновение и формирование микротрихий у цестод на примере *Trienophorus nodulosus* по электронно-микроскопическим данным // ДАН СССР. 1972. Т. 207, № 3. С. 757–759.
- Bråten F. The fine structure of the tegument of *Diphylobothrium latum*. A comparison of the plerocercoid and adult stages // Zeitschr. für Parasitenkunde, 1968, Bd 30, S. 95–103.
- Graeber K., Storch V. Elektronenmikroskopische und morphometrische Untersuchungen an Integument von Cestoda und Trematoda (Plathelminthes) // Zool. Anz. 1979, Bd 202, H. 5/6. S. 331–347.
- Grammeltvedt A. F. Differentiation of the tegument and associated structures in *Diphylobothrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidea). An electron microscopical study // Int. J. Parasitology. 1973. Vol. 3. P. 321–327.
- Hayunga E. G., Mackiewicz J. S. An electron microscope study of the tegument of *Hunterella nodulosa* (Cestoda: Caryophyllidea) // Int. J. Parasitology. 1975. Vol. 5, N 3. P. 309–319.
- Hockley D. J. *Schistosoma mansoni*: development of the cercarial tegument // Parasitology. 1972. Vol. 64, N 2. P. 245–252.
- Lumsden R. D., Oaks J., Mueller J. Brush border development in the tegument of the tapeworm *Spirometra mansonoides* // J. Parasitol. 1974. Vol. 60, N 2. P. 209–226.
- Read C. P. Intestinal physiology and the host-parasite relationship // Some physiological aspects and consequences of parasitism. New Brunswick, 1955. P. 27–43.
- Richards K. S., Arme C. Observation on the microtriches and stages in their development and Emergens in *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea: Cestoda) // Int. J. Parasitol. 1981. Vol. 11, N 11. P. 369–378.
- Richards K. S., Arme C. The microarchitecture of the structured bodies in the tegument of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea: Cestoda) // J. Parasitol. 1982. Vol. 68, N 3. P. 425–432.
- Rothman A. H. Electron microscope studies of tapeworm. The surface structures of *Hymenolepis diminuta* // Trans. Amer. Micr. Soc. 1963. Vol. 82, N 1. P. 22–30.
- Smyth J. D. Changes in the digestive-absorptive surface of cestodes during larval/adult differentiation // Symp. Brit. Soc. Parasitol. 1972. Vol. 10. P. 41–70.
- Threadgold L. T. Parasitic plathelminths // Biol. Integument, 1984. Vol. 1. Berlin c. a. P. 132–191.
- Thompson C. A., Hayton A. R., Jue Sue L. An ultrastructural study of the microtriches of adult *Proteocephalus tidwelli* (Cestoda: Proteocephalidea) // Z. Parasitenk. 1980. Bd 64. S. 95–111.
- Yazaki S., Fukumoto S., Maejima J. Cytoskeletal Construction and Alteration of Microtriches of *Diphylobothrium hottai*, During Early Developmental Stages // Jpn. J. Parasitol. 1990. Vol. 32, N 2. P. 165–171.

ИБВВ им. И. Д. Папанова РАН,
Борок, 152742

Поступила 5.05.1995

A DEVELOPMENT OF MICROTRICHES
IN CARYOPHYLLOID CESTODES

L. G. Poddubnaya

Key words: Caryophylloid cestodes, microtriche, electron-dense body, vesicle.

SUMMARY

The study of the ultra fine structure of the tegument in adult caryophylloid cestodes has been carried out to describe different ways of the development of microtriches. Three different ways of microtriche development were observed as follows: the microtriches appeared in small processes of apical parts of external cytoplasm, they appeared in a layer of external cytoplasm, and also developed in a horizontal position under the plasm membrane. Roles of electron-dense bodies and vesicles in the development of microtriches are discussed.

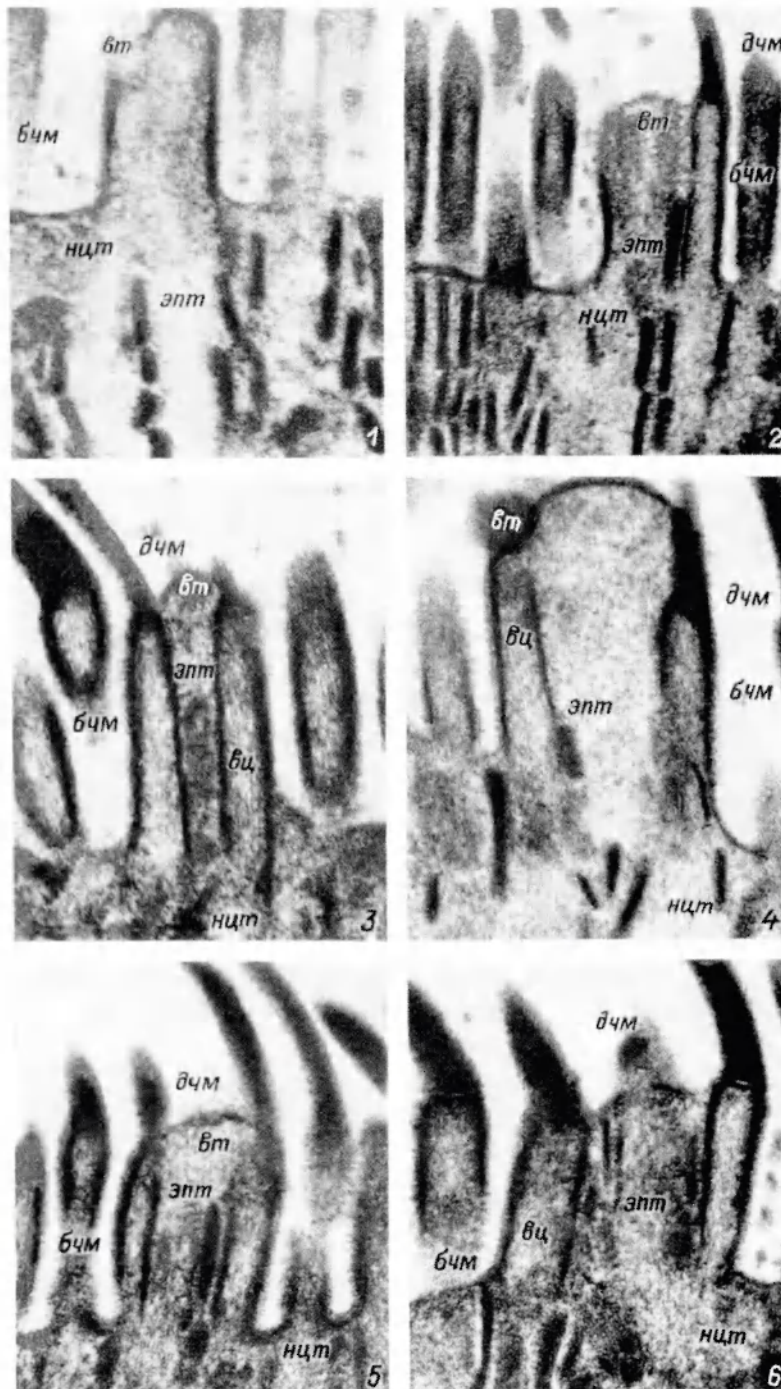


Рис. 1. Формирование микротрихий в выростах апикальных участков наружной цитоплазмы у вида *K. armeniaca*.

бчм — базальная часть микротрихий; ек — везикулы; ет — вырост; вц — внутренний цилиндр; дчм — дистальная часть микротрихий; м — митохондрии; мт — микротрихии; нцт — наружная цитоплазма тегумента; пм — плазматическая мембрана; эпм — электронноплотный материал; эпт — электронноплотные тельца; 1 — $\times 26\,000$, 2 — $\times 20\,000$, 3 — $\times 33\,000$, 4 — $\times 26\,000$. Объяснение 1—6 см. в тексте.

Fig. 1. The development of microtriches in the processes of apical parts of the external cytoplasm in *K. armeniaca*.

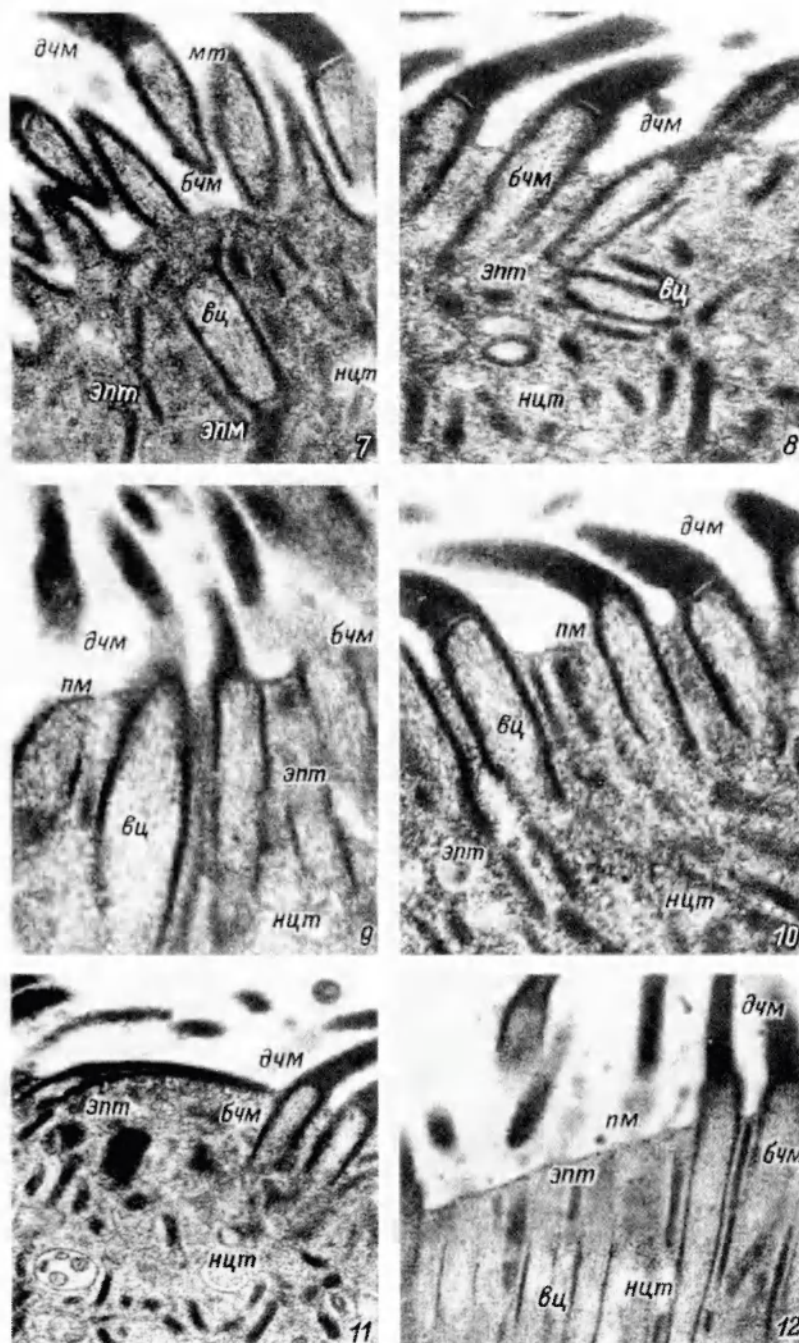


Рис. 2. Формирование микротрихий в толще наружной цитоплазмы тегумента.
 7 — *K. armeniaca* $\times 33\ 000$; 8 — *C. laticeps* $\times 33\ 000$; 9, 10 — *K. armeniaca*, 9 — $\times 50\ 000$, 10 — $\times 33\ 000$;
 11 — *C. laticeps* $\times 33\ 000$; 12 — *K. sinensis* $\times 20\ 000$.

Fig. 2. The development of microtriches in the layer of external cytoplasm of tegument.

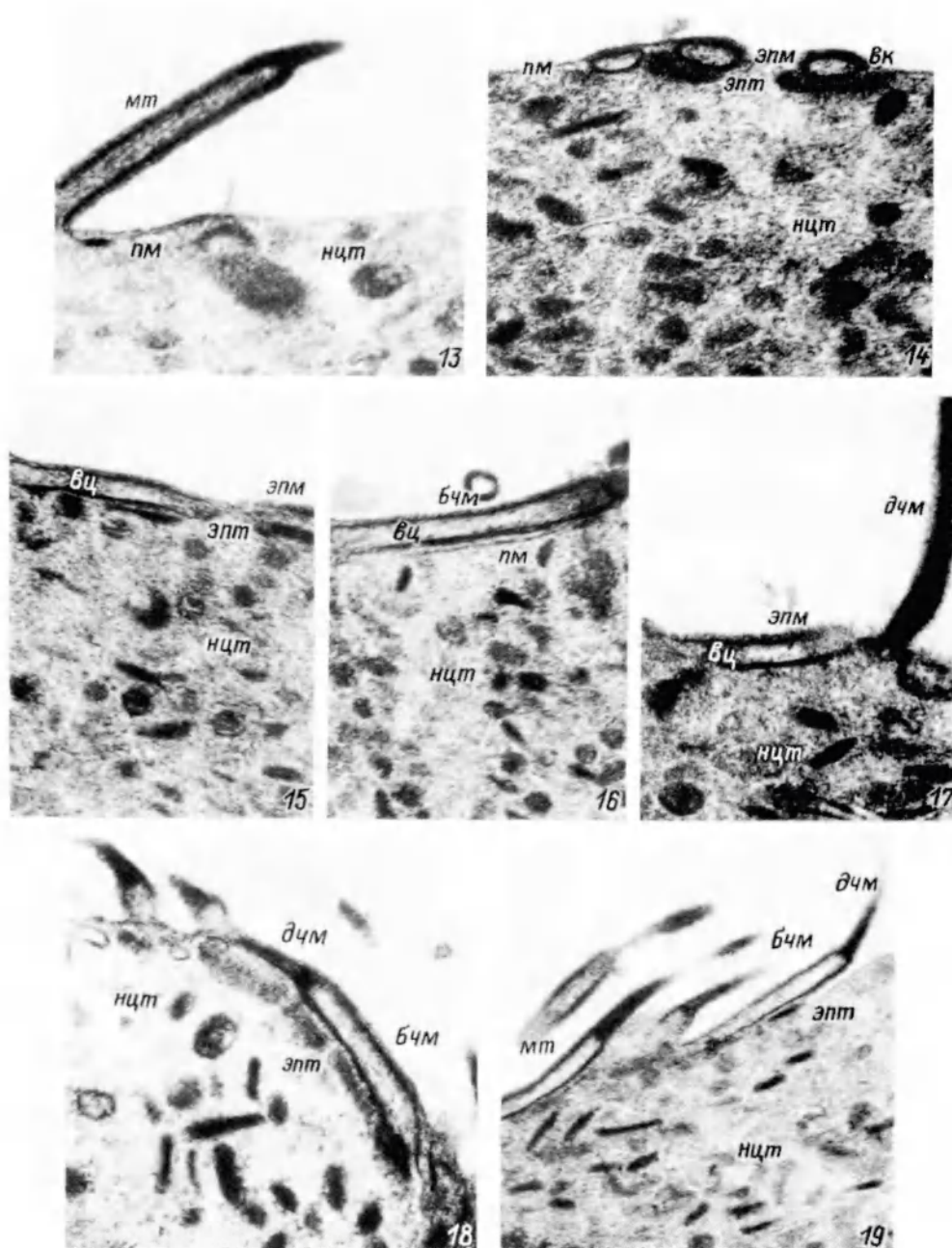


Рис. 3. Формирование микротрихий непосредственно под плазматической мембраной в горизонтальном положении.

13–17, 19 – *K. armeniaca*; 13, 14 – $\times 33\,000$, 15, 16 – $\times 26\,000$; 17 – $\times 33\,000$, 19 – $\times 26\,000$; 18 – *C. laticeps* $\times 20\,000$.

Fig. 3. The development of microtriches in a horizontal position under the plasm membrane.

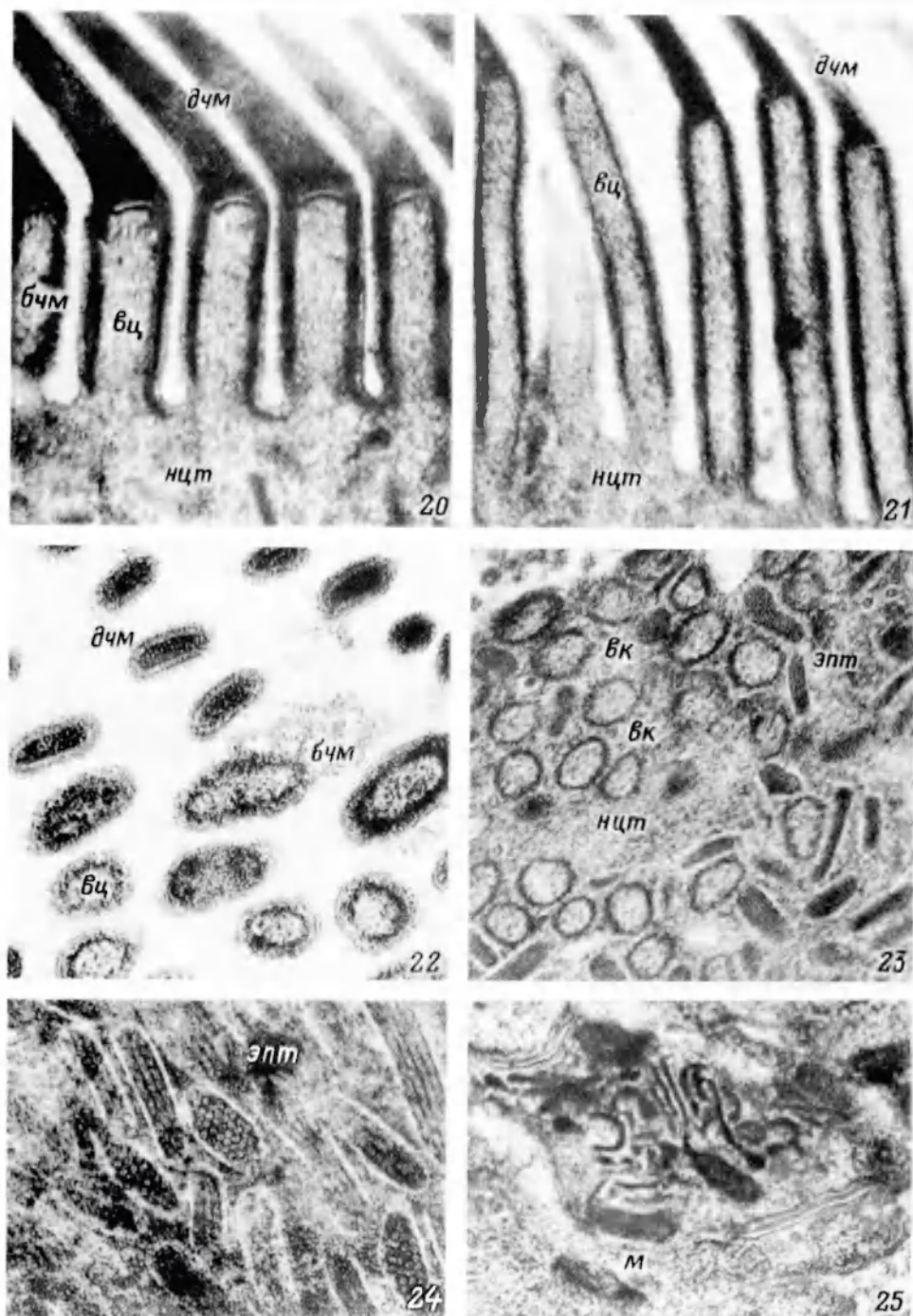


Рис. 4. Детали строения микротрихий и сопутствующих органоидов.

20 — конусовидные микротрихии *K. armeniaca* $\times 33\ 000$; 21 — трубчатые микротрихии *K. armeniaca* $\times 33\ 000$; 22 — поперечный срез микротрихий *K. sinensis* $\times 50\ 000$; 23 — органоиды в наружной цитоплазме тегумента *K. sinensis* $\times 26\ 000$; 24 — электронноплотные тельца *K. sinensis* $\times 66\ 000$; 25 — формирование электронноплотных телец в цитонах тегумента *C. laticeps* $\times 13\ 000$.

Fig. 4. Details of microtriches and other organoids.